

# 外源水杨酸和茉莉酸诱导巨峰葡萄抗根瘤蚜

杜远鹏<sup>1</sup>, 季兴龙<sup>1</sup>, 蒋恩顺<sup>2</sup>, 崔丽静<sup>2</sup>, 翟衡<sup>1,\*</sup>

(1. 山东农业大学园艺科学与工程学院, 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018; 2. 山东省果树研究所, 山东泰安 271018)

**摘要:**【目的】水杨酸和茉莉酸在植物诱导防御虫害反应中发挥着重要作用。本研究旨在探讨水杨酸和茉莉酸诱导葡萄对根瘤蚜的抗性。【方法】以盆栽巨峰为试材, 在接种葡萄根瘤蚜 *Daktulosphaira vitifoliae* 的同时喷施水杨酸和茉莉酸, 测定和评估了对根瘤蚜生长发育及产卵量的影响, 以及对葡萄根系抗氧化相关酶[过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)]活性、丙二醛(MDA)含量、新梢生长量及光合速率的影响。【结果】水杨酸和茉莉酸诱导处理显著降低了根瘤蚜卵量及下代 1, 2 龄若蚜总数, 接种 35 d 后根瘤蚜的产卵量分别减少了 41.35% 和 50.00%, 1 龄和 2 龄若蚜总数分别减少了 42.31% 和 50.00%; 根瘤蚜感染后根系中 POD 和 CAT 活性均呈先升高后降低的趋势, 且水杨酸和茉莉酸诱导处理在各测定时期均高于仅接种根瘤蚜处理; 水杨酸和茉莉酸处理的根系中 MDA 含量在各测定时期均低于仅接种根瘤蚜处理; 水杨酸和茉莉酸处理降低了根瘤蚜感染对植株地上部生长及光合的抑制。接种处理后第 30 天, 仅接种根瘤蚜处理的植株地上部生长量减少了 48.11%, 光合速率降低了 58.77%, 而水杨酸和茉莉酸处理后的新梢生长量分别减少了 31.57% 和 25.71%, 光合速率分别降低了 32.89% 和 24.67%。【结论】叶片喷洒茉莉酸和水杨酸能够降低根瘤蚜种群密度, 并提高葡萄根系活性氧清除能力和防御酶活性, 缓解树势衰退。

**关键词:** 葡萄; 根瘤蚜; 水杨酸; 茉莉酸; 抗虫性; 防御酶

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2014)04-0443-06

## Phylloxera resistance induced by salicylic and jasmonic acids in Kyoho grapevine

DU Yuan-Peng<sup>1</sup>, JI Xing-Long<sup>1</sup>, JIANG En-Shun<sup>2</sup>, CUI Li-Jing<sup>2</sup>, ZHAI Heng<sup>1,\*</sup> (1. State Key Laboratory of Crop Biology, College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; 2. Shandong Institute of Pomology, Tai'an, Shandong 271018, China)

**Abstract:** 【Aim】Salicylic and jasmonic acids play important roles in inducing resistance to insects. This study aims to explore the induced resistance to phylloxera by salicylic and jasmonic acids in Kyoho grapevine. 【Methods】Potted Kyoho grapevines were inoculated with grape phylloxera (*Daktulosphaira vitifoliae*) and sprayed with salicylic and jasmonic acids at the same time. Thereafter, the impacts of the above two hormones were detected and evaluated in the phylloxera-inoculated grapevines, including the development and fecundity of phylloxera, the activities of antioxidant enzymes [peroxidase (POD) and catalase (CAT)], the content of malondialdehyde (MDA) in grape roots, shoot growth and the net photosynthetic rate. 【Results】On the salicylic and jasmonic acid-treated grapevines, the total number of eggs per plant decreased by 41.35% and 50.00%, respectively, and the number of the 1st and 2nd instar nymphs of the next generation decreased by 42.31% and 50.00%, respectively, at 35 d after inoculation. After phylloxera infection, POD and CAT activities in grape roots increased first and then decreased, and were higher in salicylic and jasmonic acid-treated roots. The MDA content, however, was lower in salicylic and jasmonic acid-treated roots. Salicylic and jasmonic acid treatment alleviated the growth depression caused by phylloxera. The growth of grape shoot and the net photosynthetic rate were remarkably decreased by 48.11% and 58.77%, respectively, at 30 d after inoculation. By contrast, the growth of salicylic and jasmonic acid-treated grape shoots decreased by 31.57% and 25.71%, respectively, and the net photosynthetic rate decreased by 32.89% and 24.67%, respectively.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31201609); 山东省中青年科学家科研奖励基金(BS2012NY007)

作者简介: 杜远鹏, 女, 1982 年生, 山东蓬莱人, 博士, 讲师, 研究方向为葡萄抗逆生理, E-mail: duyuanpeng001@163.com

\* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: zhaih@sdau.edu.cn

收稿日期 Received: 2014-01-15; 接受日期 Accepted: 2014-03-24

【Conclusion】Salicylic or jasmonic acid treatment can decrease the phylloxera population density, improve scavenging capacity of active oxygen and activities of defense enzymes, and alleviate the growth depression caused by phylloxera.

**Key words:** Grape; phylloxera; salicylic acid; jasmonic acid; insect resistance; defense enzymes

葡萄根瘤蚜 *Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch) 属半翅目、根瘤蚜科,是葡萄上的专性寄生害虫,对葡萄能够造成毁灭性危害,近年来已在我国南北方多个地区发现,危害严重。当前,根瘤蚜的防治仍以化学防治为主,但由于根系灌药存在土壤吸附作用,葡萄根系分布深而广,药液难以到达靶标,因此探索通过地上部喷洒外源信号物质来激发葡萄的防御机制对防治根瘤蚜危害的重大意义。

水杨酸(salicylic acid, SA)是植物应对胁迫反应的一种信号分子(Seskar *et al.*, 1998)。可以增强植物抗病虫害的能力,外源水杨酸处理能够使植物产生过敏反应和系统抗病性(苗进等,2007)。植物对蚜虫等刺吸式害虫的防御多采用水杨酸途径(Reymond *et al.*, 2000)。水杨酸能与过氧化氢酶结合使  $H_2O_2$  的含量上升,从而影响害虫的消化和吸收。如高粱被麦二叉蚜取食后,水杨酸和  $H_2O_2$  含量上升,抑制了蚜群扩散(Zhu *et al.*, 2004)。Mi-1.2 基因也是通过抑制水杨酸羧化酶的活性,导致水杨酸累积并诱导系统抗性,从而对根结线虫和白粉虱产生防御作用(Nombela *et al.*, 2003; Branch *et al.*, 2004)。

茉莉酸(jasmonic acid, JA)是植物信号传递以及诱导植物产生防御反应的关键因子之一,能激活植物体内相应的防御基因,诱导植物产生直接和间接防御,直接防御主要包括诱导植物合成影响昆虫消化的防御蛋白或对昆虫有毒的次生代谢物质(Sabelis *et al.*, 2001; Liechti and Farmer, 2002; 尹姣等,2005),间接防御包括诱导植物释放对昆虫有趋避作用或吸引天敌的挥发物(吕要斌和刘树生, 2004; 冯远娇等,2009)。

水杨酸和茉莉酸可以在植物体内长距离移动和传输(Li *et al.*, 2004; Takahashi *et al.*, 2004),植物地上部经信号物质处理后,能系统影响到根系产生防御反应,可直接对刺吸根系的根瘤蚜产生毒害作用,解决了传统化学药剂难以到达靶标的难题(Benheim *et al.*, 2012)。因此,本试验开展了茉莉酸和水杨酸诱导巨峰葡萄抗根瘤蚜的研究,探讨诱导处理对根瘤蚜生长发育的影响及葡萄本身作出的相关生理生化反应机制,为探索根瘤蚜防治新途径

提供技术参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验葡萄和试虫来源

试验用葡萄为巨峰葡萄苗,为实验室自繁苗木;葡萄根瘤蚜取自陕西灞桥(经度 109.07° E, 纬度 34.27° N),借鉴 Granett 等(1987)的方法,在实验室采用离体根培养建立实验种群。

### 1.2 水杨酸和茉莉酸处理对葡萄根上根瘤蚜生长发育的影响实验

试验于 5 月中旬日间气温在 25℃ 以上时进行,将巨峰 2 年生葡萄苗种在容积约 5 L 的不漏水的花盆中,按照泥炭:蛭石:土(沙:肥土:锯末 = 1:1:2, v/v) 为 3.5:1:1.5 的比例混配成培养基质。每株选一条直径为 0.3 cm 粗的健康根,从两端具通透孔的直径为 7 cm 的培养皿中穿过。培养皿中事先垫有湿润滤纸,每个培养皿中的粗根接种 10 粒根瘤蚜卵。接种方法为:将挑有 10 粒卵的湿润滤纸贴在根上,接种后培养皿加盖并用 Parafilm 膜进行密封。同时立即对叶片喷洒 0.1 mmol/L 的水杨酸和 1 mmol/L 的茉莉酸,以叶面滴水为止,水杨酸和茉莉酸先用少量丙酮溶解,再用去离子水稀释至所需浓度,丙酮的终浓度为 0.1%;对照接种空白滤纸并喷洒 0.1% 的丙酮,同样喷洒至叶面滴水为止。每一处理设 10 个重复。接种后每株覆盖塑料袋以防止挥发,处理 1 d 后取走塑料袋。每隔 3 d 浇水一次,每次约 500 mL,具体情况视土壤含水量而定。置防雨棚中防雨淋。为防止葡萄根瘤蚜逃逸,花盆至于垫有砖头的水池中,并高于水面。接种 35 d 后取出各试材,在解剖镜下计数培养皿中根瘤蚜各龄期数量及产卵数。

### 1.3 水杨酸和茉莉酸处理对葡萄生理生化指标影响实验

一年生巨峰葡萄苗种植在底部套有塑料袋密封的直径为 20 cm,高度为 15 cm 的营养钵中,基质同 1.2 节,待苗长至有 5 片叶子时,每盆接种 300 粒根瘤蚜的卵。接种方法为:将挑有 50 粒卵的湿润滤纸贴在新根上,共接种 6 片滤纸,对照接种空白湿润滤

纸。接种后立即对叶片喷洒茉莉酸和水杨酸,浓度及喷洒方法同 1.2 节。分别于接种后的第 3,7,14,22 和 30 天取新根进行测定,测定指标包括过氧化物酶 (peroxidase, POD)、过氧化氢酶 (catalase, CAT) 活性和丙二醛 (malonyldialdehyde, MDA) 含量,于第 30 天测量各处理新梢生长量及净光合速率,重复 3 次。

POD 活性、CAT 活性、MDA 含量测定参照植物生理实验指导(赵世杰等,2002),光合速率采用 PP-Systems 公司生产的 CIRAS-1 便携式光合仪进行测定。

1.4 数据统计

全部数据用 Microsoft Excel 和 SPSS13.0 软件进行单因素方差分析,首先对不同处理间各项指标进行方差分析,若差异显著,再进行 Duncan 氏多重比较。

2 结果与分析

2.1 水杨酸和茉莉酸诱导对巨峰葡萄根上根瘤蚜各龄期数量及产卵量的影响

与前期根瘤蚜在巨峰离体根上的生长发育进程数据比对(杜远鹏等,2008),葡萄根瘤蚜在离体根培养条件下约 3 周左右可完成一个世代。因而试验中所接入的卵经 35 d 后已完成一个世代,但是下一代尚未羽化为成虫。因而,调查中发现的成虫均是由接种卵发育而成的当代成虫,然而卵、1-2 龄若蚜以及 3-4 龄若蚜均为下一代(次代)。从图 1 可以看出,水杨酸和茉莉酸处理显著降低了葡萄粗根上 2 代 1 龄和 2 龄若蚜总数及产卵量,分别使第 2 代 1 龄和 2 龄若蚜总数减少了 42.31% 和 50.00%,产卵量减少了 41.35% 和 50.00%;也降低了第 2 代 3 龄和 4 龄若蚜总数及成虫(当代)数量,但差异不显

著。说明茉莉酸和水杨酸处理可显著降低根瘤蚜的种群密度。

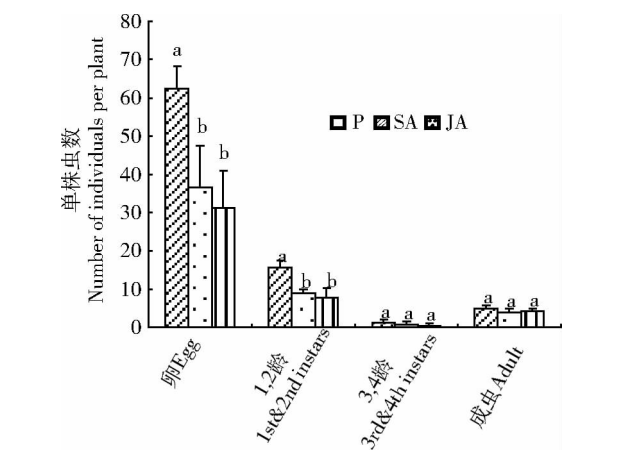


图 1 外源水杨酸和茉莉酸诱导对巨峰葡萄根上根瘤蚜产卵量及各龄期蚜虫数量的影响

Fig. 1 Effects of exogenous salicylic acid and jasmonic acid induction on the number of phylloxera aphids at different developmental stages and egg quantity on roots of Kyoho grape P: 植株接种根瘤蚜 Phylloxera infestation; SA + P: 植株接种根瘤蚜并喷洒水杨酸 Plants infected with phylloxera and sprayed with salicylic acid; JA + P: 植株接种根瘤蚜并喷洒茉莉酸 Plants infected with phylloxera and sprayed with jasmonic acid. 柱上小写字母表示在 0.05 水平上的差异显著 (Duncan 氏新复级方差分析)。Different small letters above bars represent significant difference at the 0.05 level (Duncan's new multiple range method). 下同 The same below.

2.2 水杨酸和茉莉酸诱导对巨峰葡萄新根 POD 活性和 CAT 活性影响

随接种时间的延长,各处理葡萄新根的 POD 和 CAT 活性均呈先升高后降低的趋势(图 2),对照新根的 POD 和 CAT 活性在接种后的第 14 天达到高峰,而茉莉酸和水杨酸处理的新根中的 POD 和 CAT 活性在接种后的第 22 天达到高峰值,且在各测定时期均高于根瘤蚜侵染的对照。

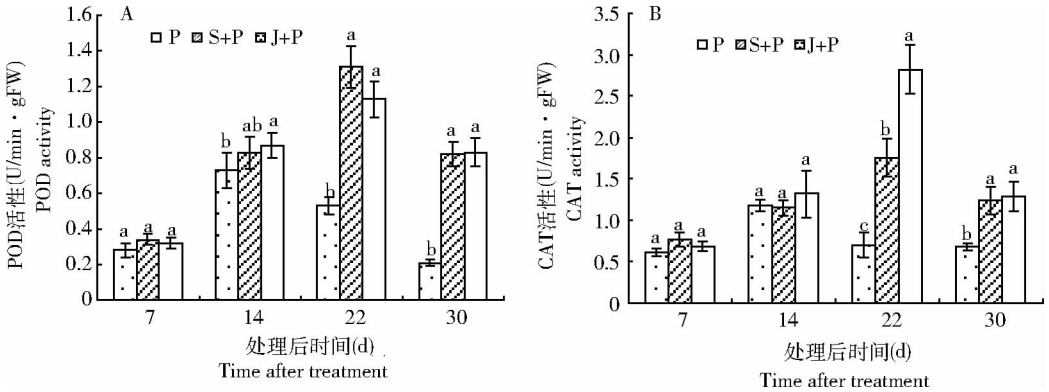


图 2 外源水杨酸和茉莉酸诱导对巨峰葡萄新根 POD(A) 和 CAT(B) 活性影响  
Fig. 2 Effects of exogenous salicylic acid and jasmonic acid induction on POD (A) and CAT (B) activities in roots of Kyoho grape

2.3 水杨酸和茉莉酸诱导对巨峰葡萄新根 MDA 含量影响

当植物组织处于胁迫状态时,细胞中活性氧会大量积累,生成具有强氧化性的脂质过氧化物和各种小分子的降解产物,其中以 MDA 浓度增加最为显著。从图 3 可以看出,随接种时间的延长,各处理新根中 MDA 含量均呈升高趋势,茉莉酸和水杨酸诱导处理的根中 MDA 含量在各测定时期均低于根瘤蚜侵染植株,在接种后第 14,22 和 30 天时,茉莉酸诱导处理的根中 MDA 含量分别比根瘤蚜侵染植株根中 MDA 含量低 12.25%,16.36% 和 14.79%,水杨酸诱导处理的根中 MDA 含量分别比根瘤蚜侵染植株根中 MDA 含量低 17.47%,18.52% 和 32.04%。

2.4 水杨酸和茉莉酸诱导对葡萄新梢生长量及光合速率的影响

处理后 30 d,根瘤蚜侵染后新梢生长量均显著减少(图 4),以空白对照的新梢生长量减少最多,为 48.11%,水杨酸和茉莉酸处理后的新梢减少量分别

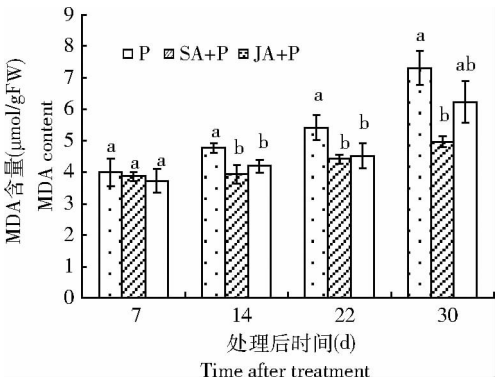


图 3 外源水杨酸和茉莉酸诱导对巨峰葡萄新根 MDA 含量影响

Fig. 3 Effects of exogenous salicylic acid and jasmonic acid induction on MDA content in roots of Kyoho grape

为 31.57% 和 25.71%;根瘤蚜侵染后葡萄叶片的光合速率下降,以未经诱导处理的光合速率下降最多,为 58.77%,水杨酸和茉莉酸处理后的光合速率分别下降了 32.89% 和 24.67%。

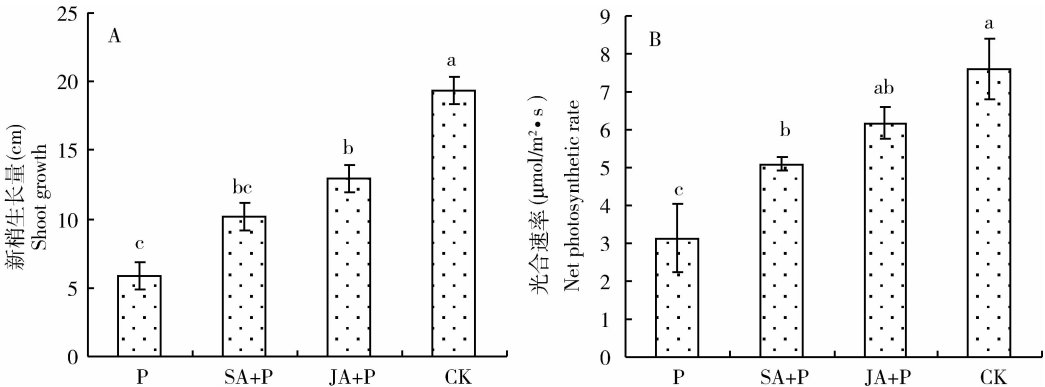


图 4 水杨酸和茉莉酸诱导对巨峰葡萄新梢生长量(A)及光合速率(B)的影响

Fig. 4 Effects of exogenous salicylic acid and jasmonic acid induction on shoot growth (A) and net photosynthetic rate (B) of Kyoho grape CK: 未接种根瘤蚜并未经外源茉莉酸和水杨酸处理的植株 Plants untreated with phyloxera, exogenous salicylic acid and jasmonic acid.

3 讨论

本实验发现,外源水杨酸和茉莉酸处理葡萄叶片可诱导根系对葡萄根瘤蚜产生防御作用,主要表现为显著降低了根瘤蚜的产卵量,降低了葡萄根瘤蚜侵染对新梢生长量及光合能力的抑制作用。这与 Inbar 等(2001)在棉株上的研究结果相似,其发现 BTH(一种 SA 的功能类似物)处理棉株使粉虱的产卵量降低。严善春等(2007)发现外源水杨酸和茉莉酸处理能够降低落叶松毛虫的产卵量。宫玉艳等(2010b)也发现外源茉莉酸处理能够诱导枸杞苗木降低枸杞蚜产仔量。

外源水杨酸和茉莉酸对昆虫的诱导防御作用一方面源自植物对昆虫营养吸收产生限制作用,进而影响昆虫生长发育。宫玉艳等(2010a)研究发现外源茉莉酸处理使枸杞的次生代谢物质含量增加,而蛋白质和可溶性糖含量显著降低。赵玲等(2005)的研究也表明水杨酸甲酯能够诱导黑杨启动自身的防御机制,抑制杨扇舟蛾对食物的转化率、消化率和利用率进而减轻虫害。水杨酸和茉莉酸的诱导抗性对根瘤蚜的作用可能也是由于外源水杨酸和茉莉酸激发了葡萄抗性基因的表达,减少了根结中根瘤蚜生长发育所需营养物质积累,增加了对根瘤蚜产卵不利的次生代谢产物,从而干扰根瘤蚜的产卵能力所致。

此外,外源水杨酸和茉莉酸对昆虫的诱导防御作用还常源自植物自由基清除能力和酶促防御系统。众所周知,病虫害能够使植株体内活性氧增加,对生物功能分子有破坏作用,但生物体内存在着自由基清除系统和保护酶系统,POD 可参与木质素和木栓质的合成,也可参与酚类等化合物的氧化生成对害虫毒性更大的醌。CAT 具有分解  $H_2O_2$  的能力,CAT 活性氧清除剂可作为植物逆境生理和衰老生理指标,MDA 是膜脂氧化的最终分解产物,MDA 的积累会对膜和细胞造成一定的伤害。鄢洪海等(2006)的研究发现,外源水杨酸可诱导花生防御酶 POD 等活性提高,使其获得系统性抗性。毛红等(2012)的研究表明外源水杨酸和茉莉酸能够提高棉花叶片 POD 活性,降低 CAT 活性。Cipollini 和 Redman(1999)的研究发现外源茉莉酸的诱导使番茄叶 PPO 和 POD 的活性增强,取食该番茄的草天蛾幼虫生长受到抑制。本试验发现,茉莉酸和水杨酸诱导增加了根系中的 POD 和 CAT 活性,水杨酸诱导显著降低了 MDA 含量,说明茉莉酸和水杨酸通过增强活性氧清除能力来减轻活性氧伤害,清除的途径则是通过维持较高的保护酶活性,从而使延缓葡萄根系的腐烂,延长对水分及养分吸收的能力。

植物地上部和地下部是一个协调的有机整体,光合产物和化学信号物质可以通过韧皮部传递到根系(Stratmann, 2003; van Dam, 2004),进而影响根系相关生理生化变化。近年来的很多研究表明,对植物地上部进行诱导可以系统影响到非处理部位地下部的防御作用(Bezemer and Dam, 2005; Erb *et al.*, 2008)。外源茉莉酸甲酯处理番茄叶片可提高对根结线虫的抗性(Cooper *et al.*, 2005)。本实验发现茉莉酸和水杨酸处理葡萄叶片可诱导根系自由基清除能力和保护酶活性升高,降低根瘤蚜的产卵量,说明地上部喷洒茉莉酸和水杨酸可系统影响到地下部根系对根瘤蚜侵染产生相关的防御能力,避免了土壤的吸附作用。由此可见,叶片诱导处理是一种比较方便快捷且持效期较长的防御措施,可以作为降低种群密度,缓解树势衰退的有效措施之一,可于生长季节每月喷洒一次。

## 参考文献 (References)

- Benheim D, Rochfort S, Robertson E, Potter ID, Powell KS, 2012. Grape phylloxera (*Daktulosphaira vitifoliae*) – a review of potential detection and alternative management options. *Ann. Appl. Biol.*, 161: 91–115.
- Bezemer TM, van Dam NM, 2005. Linking aboveground and belowground interactions via induced plant defenses. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(11): 617–624.
- Branch C, Hwang CF, Navarre DA, Williamson VM, 2004. Salicylic acid is part of the *Mi-1*-mediated defense response to root-knot nematode in tomato. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 17: 351–356.
- Cipollini Jr DF, Redman AM, 1999. Age-dependent effects of jasmonic acid treatment and wind exposure on foliar oxidase activity and insect resistance in tomato. *Journal of Chemical Ecology*, 25: 271–281.
- Cooper WR, Jia L, Goggin L, 2005. Effects of jasmonate-induced defenses on root-knot nematode infection of resistant and susceptible tomato cultivars. *Journal of Chemical Ecology*, 31(9): 1953–1967.
- Du YP, Wang ZS, Sun QH, Zhai H, Wang ZY, 2008. Evaluation on grape phylloxera resistance in several grape varieties and rootstocks. *Acta Entomologica Sinica*, 51(1): 33–39. [杜远鹏, 王兆顺, 孙庆华, 翟衡, 王忠跃, 2008. 部分葡萄品种和砧木抗葡萄根瘤蚜性能鉴定. 昆虫学报, 51(1): 33–39]
- Erb M, Ton J, Degenhardt J, Turlings TCJ, 2008. Interactions between arthropod-induced aboveground and belowground defenses in plants. *Plant Physiology*, 146: 867–874.
- Feng YJ, Wang JW, Luo SM, 2009. Timing and concentration effects on the defense response of *Zea mays* seedlings after application of jasmonic acid to leaves. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33(4): 812–823. [冯远娇, 王建武, 骆世明, 2009. 叶片涂施茉莉酸对玉米幼苗防御反应的时间和浓度效应. 植物生态学报, 33(4): 812–823.]
- Gong YY, Duan LQ, Wang AQ, 2010a. Induced effects of jasmonic acid on the contents of biochemical substances and enzyme activity in wolfberry leaves. *Plant Protection*, 36(2): 61–65. [宫玉艳, 段立清, 王爱清, 2010a. 茉莉酸诱导对枸杞叶生化物质及酶活性的影响. 植物保护, 36(2): 61–65]
- Gong YY, Duan LQ, Wang AQ, Cui RJ, Qian YS, 2010b. Effects of exogenous jasmonic acid induced resistance of wolfberry on the development and fecundity of the wolfberry aphid *Aphis* sp. *Acta Entomologica Sinica*, 53(6): 670–674. [宫玉艳, 段立清, 王爱清, 崔瑞娟, 钱远松, 2010b. 外源茉莉酸诱导枸杞对枸杞蚜生长发育和繁殖的影响. 昆虫学报, 53(6): 670–674]
- Granett J, Goheen AC, Lider LA, White JJ, 1987. Evaluation of grape rootstocks for resistance to type A and type B grape phylloxera. *Am. J. Enol. Vitic.*, 38: 298–330.
- Inbar M, Doostdar H, Gerling D, Mayer RT, 2001. Induction of systemic acquired resistance in cotton by BTH has a negligible effect on phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 99: 65–70.
- Kunkel BN, Brooks DM, 2002. Cross talk between signaling pathways in pathogen defense. *Current Opinion in Plant Biology*, 5: 325–331.
- Li L, Zhao Y, McCaig BC, Wingerd BA, Wang J, Whalon ME, Pichersky E, Howe GA, 2004. The tomato homolog of coronatine-insensitive1 is required for maternal control of seed maturation, jasmonate-signaled defense responses, and glandular trichome development. *Plant Cell*, 16: 126–143.

- Liechti R, Farmer EE, 2002. The jasmonate pathway. *Science*, 296: 1649 – 1650.
- Lu YB, Liu SS, 2004. Effects of plant responses induced by exogenous jasmonic acid on host-selection behavior of *Cotesia plutellae* (Hymenoptera; Braconidae). *Acta Entomologica Sinica*, 47(2): 206 – 212. [吕要斌, 刘树生, 2004. 外源茉莉酸诱导植物反应对菜蛾绒茧蜂寄生选择行为的影响. 昆虫学报, 47(2): 206 – 212]
- Mao H, Yang YH, Guo CX, Zhang QW, Liu XX, 2012. Changes in defensive enzyme activity and defensive enzyme gene expression in cotton leaves after feeding by *Apolygus lucorum*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(3): 652 – 659. [毛红, 杨宇晖, 郭晨茜, 张青文, 刘小侠, 2012. 绿盲蝽取食诱导后棉花叶片内防御酶活力与基因表达量的变化. 应用昆虫学报, 49(3): 652 – 659]
- Miao J, Li GP, Han BY, 2007. Recent developments in effect and mechanism of salicylic acid and methyl salicylate on plant resistance to pests. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 28(1): 111 – 114. [苗进, 李国平, 韩宝瑜, 2007. 水杨酸和水杨酸甲酯在植物抗虫中的作用及机制研究进展. 热带作物学报, 28(1): 111 – 114]
- Nombela G, Williamson VM, Muñoz M, 2003. The root-knot nematode resistance gene *Mi-1.2* of tomato is responsible for resistance against the whitefly *Bemisia tabaci*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 16: 645 – 649.
- Reymond P, Weber H, Damond M, Farmer EE, 2000. Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 12: 707 – 720.
- Sabelis MW, Janssen A, Kant MR, 2001. Enhanced: the enemy of my enemy is my ally. *Science*, 291: 2104 – 2113.
- Seskar M, Shulaev V, Raskin I, 1998. Endogenous methyl salicylate in pathogen-inoculated tobacco plants. *Plant Physiology*, 116(1): 378 – 392.
- Stratmann JW, 2003. Long distance run in the wound response-jasmonic acid is pulling ahead. *Trends in Plant Science*, 8(6): 247 – 250.
- Takahashi T, Kanayama Y, Zheng MS, Kusano T, Hase S, Ikegami M, Shah J, 2004. Antagonistic interactions between the SA and JA signaling pathways in *Arabidopsis* modulate expression of defense genes for gene resistance to cucumber mosaic virus. *Plant Cell Physiol.*, 45(6): 803 – 809.
- van Dam NM, Witsjes L, Svatoš A, 2004. Interactions between aboveground and belowground induction of glucosinolates in two wild *Brassica* species. *New Phytologist*, 161: 801 – 810.
- Yan HH, Zhao ZQ, Wang Y, Guo SQ, Xia SC, Chi SQ, 2006. Change of defense enzymatic activities after treatment with different salicylic acid in peanut. *Journal of Peanut Science*, 35(4): 20 – 22. [鄢洪海, 赵志强, 王琰, 国姝琼, 夏淑春, 迟胜起, 2006. 水杨酸处理对花生主要防御酶活性的影响. 花生学报, 35(4): 20 – 22]
- Yan SC, Xu W, Yuan HE, Wang Q, Lu D, 2007. Effects of different elicitors on olfactory response and oviposition selection of *Dendrolimus superans* (Butler). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18(7): 1583 – 1588. [严善春, 徐伟, 袁红娥, 王琪, 卢丹, 2007. 不同诱导因子对落叶松毛虫嗅觉和产卵选择的影响. 应用生态学报, 18(7): 1583 – 1588]
- Yin J, Chen JL, Cao YZ, Zhang H, Zhang DD, Zhang BM, 2005. A preliminary study on the resistance of wheat to insect pests and diseases, induced by jasmonic acid. *Plant Protection*, 31(4): 35 – 37. [尹姣, 陈巨莲, 曹雅忠, 张华, 张东东, 张宝民, 2005. 茉莉酸诱导小麦抗病虫性初步研究. 植物保护, 31(4): 35 – 37]
- Zhao L, Hu ZH, Zhao FJ, Zhang KW, Chen XY, Shen YB, 2005. Influences of induced resistance in *Populus deltoides*, treated with methyl salicylic acid, on the growth and development of *Clostera anachoreta*. *Journal of Beijing Forestry University*, 27(1): 75 – 78. [赵玲, 胡增辉, 赵凤君, 张可文, 陈学英, 沈应柏, 2005. 水杨酸甲酯诱抗黑杨对杨扇舟蛾生长发育的影响. 北京林业大学学报, 27(1): 75 – 78]
- Zhao SJ, Shi GA, Dong XC, 2002. The Guidance of Plant Physiology Experiments. China Agricultural Sciencetech Press, Beijing. [赵世杰, 史国安, 董新纯, 2002. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业科学技术出版社]
- Zhu SK, Salzman RA, Ahn JE, Koiwa H, 2004. Transcriptional regulation of sorghum defense determinants against a phloem-feeding aphid. *Plant Physiology*, 134: 420 – 431.

(责任编辑: 袁德成)